Ameghiniana 21 (2): 294-304. 1985

# LOS BAGRES (OSTEICHTHYES, SILURIFORMES) DE LA FORMACION YACORAITE (CRETACICO TARDIO) DEL NOROESTE ARGENTINO. CONSIDERACIONES BIOGEOGRAFICAS Y BIOESTRATIGRAFICAS.

*A. CIONE* [1], *S. M. PEREIRA* [2], *R. ALONSO* [3] *y J. ARIAS* [3]

[1] División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET.
[2] Idem. Becaria del CONICET. [3] Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2, 4400 Salta, Argentina.

RESUMEN: se describen restos de Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) procedentes de la Formación Yacoraite (Cretácico tardío) del noroeste argentino. Los Siluriformes (bagres) son conspicuos habitantes de aguas continentales de casi todo el mundo, con algunos representantes marinos o anfibióticos. Los bagres de la Formación Yacoraite son muy similares fenéticamente, al menos en sus espinas, a los registrados en la Formación El Molino de Bolivia. Sugieren, en consecuencia, una corroboración adicional a la correlación de la primera unidad con parte de la segunda, postulada por numerosos autores. Finalmente, se realizan comentarios sobre teorías elaboradas por otros autores sobre el desarrollo de la historia de los Ostariophysi y de los Siluriformes en particular.

ABSTRACT: THE CATFISHES (OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES) OF THE YACORAITE FORMATION (LATE CRETACEOUS) OF THE NORTHWEST OF ARGENTINA. BIOGEOGRAPHICAL AND BIOESTRATIGRAPHICAL COMMENTS. Remanins of Siluriformes (Pisces, Osteichthyes) from the Yacoraite Formation (late Cretaceous) of argentine northwest are described. The Siluriformes (catfishes) are conspicuous inhabitants of the fresh-waters, with some marine or amphibiotic species. The catfishes of the Yacoraite Formation are fenetically similar, at last in the spines, to those registered in the El Molino Formation of Bolivia. They suggest and additional corroboration to the correlation of the first unity with part of the second, as it was stated by numerous authors. Finally, comments on theories elaborated by other authors about the development of the Ostariophysan and particularly Siluriforms' history are apported.

## INTRODUCCION

El presente trabajo se originó a raíz del hallazgo de restos asignables a peces Siluriformes (bagres) en sedimentos de la Formación Yacoraite (Maestrichtiano) en las provincias de Salta y Jujuy, por parte de los geólogos R. Alonso y J. Arias. Ambos profesionales realizan el capítulo geológico de la presente contribución.

El Orden Siluriformes, integrante del Superorden Ostariophysi, es un grupo ampliamente diversificado (30 familias, 2000 especies, Greenwood *et al.*, 1966) en las aguas dulces de casi todo el mundo, con escasos representantes marinos. Los Siluriformes (y los Characoidei, ambos ostariofisos) son conocidos en América del Sur a partir del Cretácico superior (Formación El Molino, Wenz, 1969; Gayet, 1982a; De Muizon *et al.*, 1983; Fm. Coli Toro, Cione y Lafitte, 1980)

En la presente contribución los restos óseos son descriptos, se amplía la distribución paleobiogeográfica, se comparan las ictiofaunas y se aportan nuevas evidencias fácticas para la correlación de las Formaciones El Molino y Yacoraite.

Finalmente se realizan comentarios sobre teorías elaboradas por otros autores sobre el desarrollo de la historia de los Ostariophysi y de los Siluriformes en particular.

## GEOLOGIA

### GENERALIDADES

La Formación Yacoraite, se depositó durante el Cretácico superior en gran parte del norte de Argentina. Al presente ha demostrado contener una importante riqueza fosilífica. Se ha exhumado bastante material correspondiente a restos de vertebrados (peces, cocodrilos, dinosaurios), invertebrados (gasterópodos, bivalvos); microfósiles (foraminíferos, ostrácodos); algas estromatolíticas; vegetales y trazas fósiles que aportaron luz sobre su edad relativa y condiciones ambientales de de-

© Asociación Paleontológica Argentina

AMG H B 2.0002-7014/84$00.00 + 50

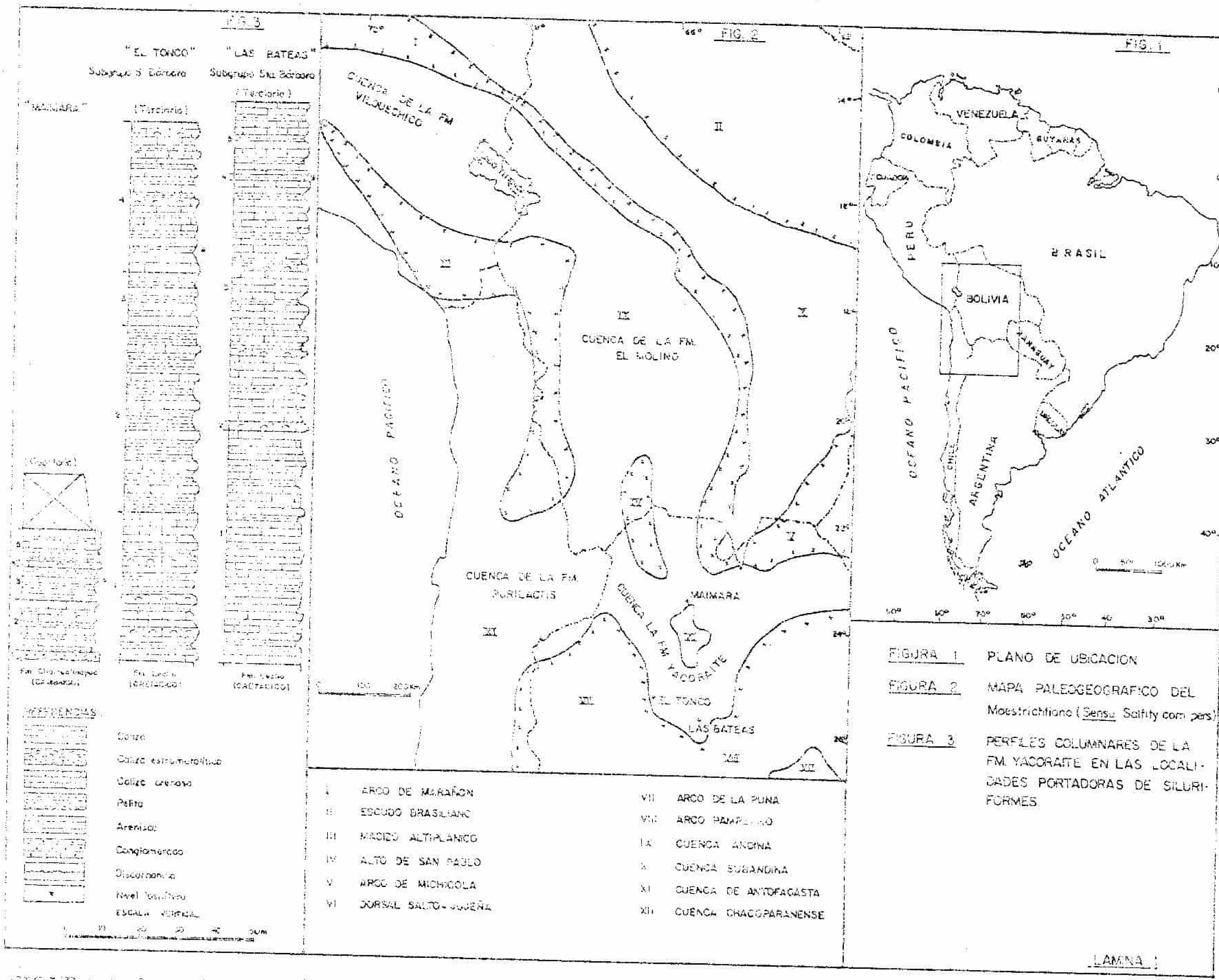


FIGURA 1: Plano de ubicación. FIGURA 2: Mapa paleogeográfico del Maestrichthiano (*sensu* Salfity com. pers.). FIGURA 3: Perfiles columnares de la Formación Yacoraite en las localidades portadoras de Siluriformes.

pósito. El hallazgo de restos de bagres constituye un nuevo aporte al registro paleontológico en general y al ictiofaunístico en particular.

## DESCRIPCION DE PERFILES

En lámina 1, figuras 2 y 3 se ubican se ilustran las columnas litológicas expuestas en las localidades portadoras de bagres.

El pueblo de Maimará se encuentra situado en la quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy, a 177 kilómetros al norte de la capital de Salta. Sus coordenadas geográficas son 65° 23' W y 23° 38' S. Se accede por ruta nacional número 9 y ferrocarril. El hallazgo de los restos fósiles se realizó en una pequeña cantera de piedra calizada, inmediatamente al este del pueblo.

U.L. — Espesor

Techo cubierto

5 Calizas oolíticas y pisolíticas de color blanco, con intercalaciones de fangolitas rojas, limos y areniscas finas. En el techo de la unidad se presenta un banco con gasterópodos . . . . . . . . . . . . . 8.9m

U.L. — Espesor

4 Banco duro de caliza estromatolítica . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1,5m

3 Pelitas rojas y grises y areniscas finas de color blanco con intercalación de calizas arenosas. A unos 2.5 m por debajo del tope de la unidad se ubica el banco portador de espinas de bagre . . 9.0m

2 Caliza arenosas, en partes margosas, con niveles de pelitas rojas y grises intercaladas . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14.0m

1 Conglomerado rojo con litoclastos de cuarcitas y matriz arenosa . . . . . . . . . 2.0m

. . . . . . Discordancia. . . . . .

Base: Formación Chaualmayoc (Cámbrico)
Espesor parcial de la Formación Yacoraite . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 34,5m

El Tonco

Ubicado en el valle de El Tonco, provincia de Salta, a 139 km de la capital de Salta. Se accede por rutas provinciales números 9, 59 y 44. Sus co-

ordenadas geográficas son 65° 57' W y 25° 23' S. La Formación Yacoraite aflora aquí en el ala de un sinclinal, cortado por numerosas quebradas que exponen buenos afloramientos para la búsqueda de fósiles.

*U.L.* *Espesor*

Techo: Subgrupo Santa Bárbara (Terciario)
. . . . Concordancia. . . . .

4 Calizas arenosas y areniscas cuarzosas de colores blanquecinos a gris verdosos con intercalaciones de calizas estromatolíticas de hasta 2 m de espesor. La base y el techo de la unidad están constituidos por areniscas calcáreas con restos de gasterópodos. A unos 5 m de la base de esta unidad se intercalan lutitas negras, algo bituminosas y areniscas calcáreas portadoras de espinas de bagres asociadas con *Coelodus toncoensis, Gasteroclupea branisai* y restos de cocodrilos . . . . . . . . . . . 40.0 m

3 Secuencia bitemática de areniscas blanquecinas con entrecruzamientos y pelitas con estratificación laminar . . . . . . 14.0 m

2 Predominancia de arcilitas, limolitas y lutitas de colores verdes y amarillo-verdosas con intercalaciones de calizas arenosas. Aproximadamente de la parte media se mencionan restos de *Gasteroclupea branisai* . . . . . . . . . . . . . 50.0 m

1 Calizas amarillas oolíticas y pisolíticas y calizas estromatolíticas con intercalaciones de calizas arenosas, areniscas y pelitas grises y verdosas. A unos 10 metros de la base se descubrieron huellas correspondientes a dinosaurios hadrosaurios que fueron clasificados como *Hadrosaurichnus australis* (Alonso, 1980) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 40.0 m

. . . . . . Concordancia . . . . .
Base: Formación Lecho
Espesor total Formación Yacoraite . . . . 144.0 m

Las Bateas

El arroyo Las Bateas se encuentra ubicado en el extremo norte de la sierra de La Candelaria, provincia de Salta, distante 180 kilómetros al sudeste de la ciudad de Salta, en inmediaciones de Rosario de la Frontera. Sus coordenadas geográficas son 64° 54' W y 25° 53' 30" S. Se accede mediante las rutas nacionales números 51, 34 y ferrocarril.

*U.L.* *Espesor*

. . . . . . Concordancia . . . . .

5 El techo corresponde a un banco de caliza oolítica a pisolítica, gris, muy compacta. Hacia abajo siguen calizadas arenosas de grano fino, de color blanco grisáceo. Se intercalan lutitas y fangolitas grises con restos de peces . . . . 19.5 m

4 Lutitas bituminosas negras, algo arenosas, portadoras de restos completos de teleósteos, dientes de *Coelodus toncoensis* y espinas de bagres . . . . . . . . . . 1.5m

3 Calizas oolíticas y calizas de grano fino y estromatolíticas, amarillas con intercalaciones de lutitas gris verdosas, calizas arenosas y areniscas cuarzosas finas rojo parduzcas . . . . . . . . . . . . . 65.0 m

2 Banco destacado de caliza estromatolítica, muy dura . . . . . . . . . . . . . . . 2,0m

1 Calizas arenosas y areniscas finas pardas blancas y amarillentas, con intercalaciones de calizas de grano fino con gasterópodos y lutitas fósiles gris verdosas. La base es un banco de caliza oolítica de color amarillo grisáceo . . 62.0m

. . . . . . Concordancia . . . . .
Base: Formación Lecho (Cretácico)
Espesor total Formación Yacoraite . . . . 150.0 m

A nivel regional puede decirse que la Formación Yacoraite (Subgrupo Balbuena, parte media del Grupo Salta), es una entidad litológica conspicua, integrada mayormente por calizas amarillentas, con espesores máximos que no superan los 300 metros. Facialmente cambia desde calizas en las áreas depocentrales a calcarenitas y areniscas con cemento calcáreo en las zonas proximales. Son muy comunes los niveles con calizas estromatolíticas y calizas oolíticas. Esporádicamente se registran niveles de lutitas bituminosas, como el caso del perfil Las Bateas con restos completos de peces (Arias, 1975). Suprayace concordantemente a las areniscas blanquecinas de la Formación Lecho e infrayace de igual manera a las pelitas rojas de la Formación Mealla, registrándose entre estas dos últimas formaciones el límite meso-cenozoico. Excelentes trabajos de síntesis sobre la Formación Yacoraite son los elaborados por Lencinas y Salfity (1973), Castaños *et. al,* (1975) y Salfiti y Marquillas (1981).

## PALEOGEOGRAFIA

En lámina 1, figura 2 (Salfity, com, personal), puede apreciarse cual era la paleogeografía en el Cretácico superior (Maestrichtiano) del centro-oeste sudamericano. El marco geotectónico muestra elementos positivos elongados toscamente en sentido norte sur, como el arco de Marañón, el alto de San Pablo, macizo altiplánico, dorsal salto-jujeño y

otras masas de tierra emergidas entre las cuales se extienden areas negativas que receptaron la sedimentación de las formaciones Vilquechico (Perú). El Molino (Bolivia), Yacoraite (Argentina), y Purilactis (Chile), que son correlacionables regionalmente en base a su posición estratigráfica y/o contenido fosilífero. Se resumen a continuación sus principales características:

### Formación Vilquechico

Esta unidad, que aflora en el sureste del Perú, está formada por lutitas de color gris oscuro con intercalaciones de cuarcitas blancas, y alcanza un espesor de 680 metros. Se mencionaron restos de *Chara ovalis* y *Ch. perlata*. En la localidad tipo, Vilquechico, se asientan sobre la Formación Cotacucho y se le sobrepone la Formación Muñani. Se menciona la presencia de *Pucapristis Branisi* en margas verdes de la unidad aflorante en el sinclinar de Vilquechico, donde presenta un desarrollo, principalmente limolítico y margoso de color verde y areniscas sacaroides en la base con bivalvos y gasterópodos.

### Formación El Molino

Las facies distales son principalmente calcáreas y arcillo-margosas ocupando la parte central de la cuenca, la que se encuentra ligeramente desplazada hacia el oriente de la zona de Sevaruyo y que es donde se midieron los mayores espesores del orden de los 1800 metros. En los bordes si bien el material calcáreo es abundante, disminuye el contenido arcilloso-margoso el que es reemplazado por facies.

En las secciones centrales de la cuenca, apoya concordantemente sobre la Formación Chaunaca, pero en las comarcas marginales y como consecuencia de su caracter transgresivo, descansa sobre la Formación Toro-Toro o directamente sobre Paleozoico inferior. El contacto con la unidad suprayacente, Formación Santa Lucía, es concordante. La Formación El Molino encierra una fauna con elementos comunes a la Formación Yacoraite, entre ellos los restos de bagres, motivo de este trabajo.

### Formación Purilactis

Siguiendo el criterio de Lencinas y Salfity (1973), que presumen la conexion, durante la época de Yacoraite. de la cuenca Andina del norte argentino y chileno, se considera como probable homóloga a la Formación Purilactis. Esta formación está integrada por conglomerados violetas con clastos de andesitas y granitos y por areniscas cuarcíticas de grano mediano, pardo violáceas con inercalaciones de pelitas y tufitas. Su techo está truncado por fracturas y se asienta sobre coladas de andesitas del Grupo Porfirítico. Se mencionan la presencia de moldes de conchas marinas disueltas y de estructuras concéntricas que podrían corresponderse a estromatolitos.

## PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Subdivisión TELEOSTEI
Cohorte CLUPEOCEPHALA
Subcohorte EUTELEOSTEI
Superorden OSTARIOPHYSI
Orden SILURIFORMES
Siluriformes indet.
(Fig. 4)

**PROCEDENCIA ESTRATIGRAFICA:** Formación Yacoraite, Cretácico tardío.

**PROCEDENCIA GEOGRAFICA:** A–Maimará, Jujuy. B–Arroyo Las Bateas, Salta, C–Valle de El Tonco, Salta.

**MATERIAL:** Depositado en la Facultad de Cs. Naturales, U.N. Salta (UNS), y Facultad de Cs. Naturales y Museo, U.N. La Plata (UNLP) y Cátedra Paleontología U.N. Córdoba (UNC). A) UNS 10012a, Fragmento de espina; UNS10013, fragmentos de huesos craneanos indeterminados; UNS10015, fragmentos de huesos craneanos indeterminados; UNS10012b, espina pectoral; UNLP 82-X-17-1, trozo proximal de espina pectoral; UNLP 82-X-17-2, espina dorsal; UNLP 82-X-17-3, fragmento de cleitron. B) UNS S/N fragmentos de huesos craneanos indeterminados. C) UNS S/N opérculo derecho, espina, espina pectoral?, espina dorsal?, espina pectoral?, cleitro (Fig. 1c); UNPL 82-X-16-1 (Fig. 1b), espina pectoral; UNLP 82-X-16-2, espina pectoral; UNC 15487, espina pectoral derecha.

**DESCRIPCION:** El ejemplar mejor preservado es UNS 10012b (Fig 1a). Consiste en una espina pectoral. Sus dimensiones son: longitud: 39mm longitud emergente (l. e., en organismo vivo): 35mm., ancho: 4mm. (representando el 10% de la l. total), espesor: 2,5 mm (representando el 6,5% de la l.t.).

El borde anterior presenta el tercio distal carenado, y los dos tercios proximales con tubérculos de disposición irregular. Todas las espinas no presentan el mismo desarrollo de tubérculos. El borde posterior carece de dientes en su parte proximal (aproximadamente 20% l. e.; ver asimismo UNLP 82-X-16-1 y UNC 15487). Presenta un surco mediano profundo y en los 4/5 distales se ubican dientes antrorsos de gran tamaño. Su sección tiende a ser circular, están dispuestos a intervalos regulares y disminuyen de tamaño hacia el extremo.

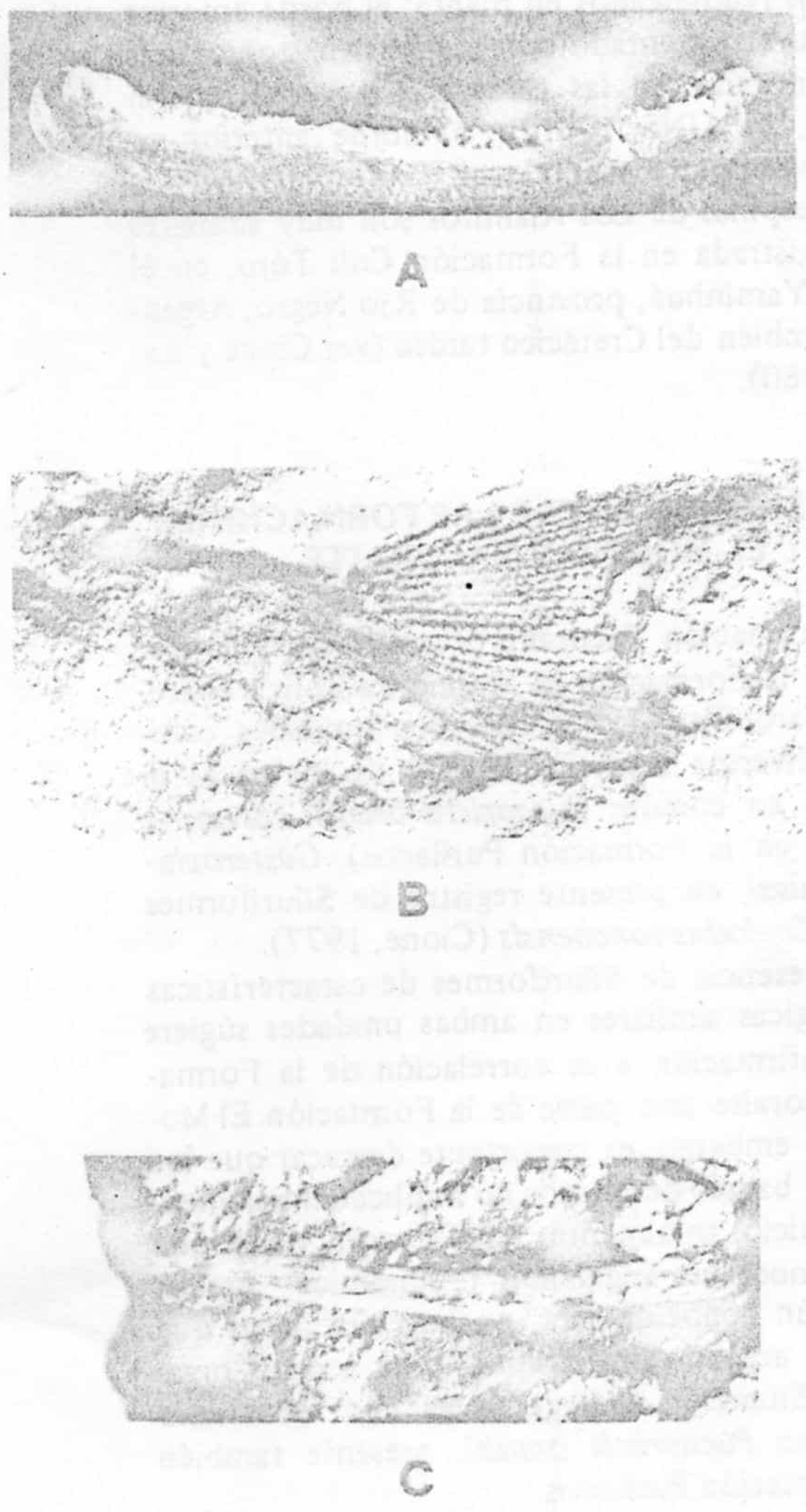


FIGURA 4: Siluriformes indet. A: UNS 10012b, espina pectoral; B: UNS s/n, cleitron; C: UNLP 82-X-16-1, espina pectoral fragmentaria. X 2

Se encuentran muy deteriorados. En otros ejemplares no se observa un surco tan desarrollado y se encuentra apenas esbozado en la parte medio proximal (UNLP 82-X-17-1; UNLP 82-X-16-1, Fig. 1b).

La ornamentación lateral consta de costillas y surcos anastomosados. Las costillas tienden a ser rectilíneas en el área posterior mientras que se transforman en tubérculos en el área anterior.

La espina se curva hacia atrás a 2/3 de la l.e.

La apófisis articular (que se introduce en un surco de cleitrum) es fragmentaria, pero presenta la típica conformación de los Siluriformes.

El resto del aparato articular (doble apófisis que determina una cavidad en la cual articula una apófisis del coracoides) está asimismo desarrollada, aunque imperfectamente preservada.

En uno de los ejemplares C-UNS S/N la sección es más redonda que en UNS 10012b.

La única espina claramente reconocible como dorsal (82-X-17-2) presenta características muy similares a UNS 10012b, correspondiendo probablemente, al mismo morfotipo; sin embargo, no se han observado las tuberculaciones en el margen anterior y los dientes posteriores son de menor tamaño. Se asemeja en la ornamentación lateral, en la existencia de un surco posterior en el cual se disponen los dientes, en la curvatura del eje y en el grado de robustez. Los dientes posteriores comienzan a desarrollarse aproximadamente a la misma altura. Sin embargo, este rasgo es altamente variable en los Siluriformes.

El ejemplar UNLP 82-X-17-1 consiste en la mitad proximal de una espina pectoral. Presenta una morfología distinta s UNS 10012b, puesto que no tiene desarrollado un surco posterior que comience en el foramen nutricio. Los fuertes dientes posteriores, en consecuencia, no se ubican en un surco y comienzan a desarrollarse más proximalmente que en UNS 10012b. El borde anterior es liso, sin tuberculaciones, carena, ni dentículos alineados. Las caras dorsal y ventral están ornamentadas con costillas longitudinales anastomosadas. La espina está muy comprimida dorsoventralmente. No es posible observar la morfología de la región articular por la naturaleza fragmentaria del resto.

Un gran fragmento de cleitron (UNS S/N) está preservado como impresión (Fig. 1c). El proceso post-humeral está ornamentado con costillas radiantes que presentan tabiques transversales que las conectan y que determinan células alineadas. Tiene forma de triángulo isósceles con una profunda escotadura posterior.

## DISCUSION

Las espinas UNS 10012b y UNLP 82-X-17-1 presentan dos morfotipos distintos. El primero se asemeja a la familia Aradae, mientras que el segundo al género *Diplomyates* (y consecuentemente a la familia Diplomyaidae), dentro de los bagres neotropicales. Sin embargo, el primero no correspondería exactamente con los géneros neotropicales *Arius* o *Netuma*, por la ausencia de una serie de dientes en el borde anterior.

No es descartable que las variaciones en el desarrollo del surco posterior y en posición de los dentículos sean de relativamente poca significación taxonómica en algunos de los grupos de bagres. Por ejemplo, los Doradidae (conspicua familia neotropical) presentan un desarrollo diferencial del surco posterior. Asimismo, Lundberg (1975) cita

variaciones en Ictaluridae (familia norteamericana que ha sido registrada en la Formación El Molino de Bolivia; ver De Muizon *et al*, 1983).

Es importante enfatizar que los Diplomystidae son los bagres más primitivos (constituirían el grupo hermano plesiomorfo de los otros bagres). Los Ariidae, por otra parte, han sido registrados desde el Cretácico (*cf. Rhineastes*, Fm El Molino, Cretácico tardío de Bolivia, De Muizon *et al.*, 1983, *Arius*, Montiano de Landano y Cabinda, Congo, Casier, 1960; Casier, 1966 *fide* Lundberg, 1975 y Patterson, 1967, Montiano y Lendeniano de Congo; *Arius* (otolitos) Bélgica, Leriche, 1902). No hay elementos suficientes para caracterizar como *Arius* (ni aún la familia Ariidae) el pez descripto someramente por Dolgopol de Saez (1941) en el Paleoceno tardío – Eoceno temprano de la Formación La Buitrera, Laguna del Hunco, Chubut, Argentina. Por otra parte, los áridos podrían tener caracteres altamente especializados (según Gosline, 1975) o, al menos, relativamente especializados (Greenwood *et al.*, 1966).

Un dato curioso, que pasó desapercibido en la literatura sobre la historia de los ostariofisos, es que el primer registro mundial de bagres (y de ostariofisos) cretácicos plenamente verificado fue el mencionado por Scocco (1948) en una tesis inédita de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. El material procedía de la localidad de Tres Cruces, provincia de Jujuy, Argentina, en niveles de la actual Formación Yacoraite. Los restos fueron determinados por Joaquín Frenguelli, quien señaló que se asemejaban a las espinas de la familia Doradidae.

Las espinas de la Formación El Molino de Bolivia estudiadas por Wenz (1969), y que has sido determinadas a nivel de Orden, fueron examinadas por uno de los autores (A.C.) en el Museo Nacional de Historia Natural de París. El ejemplar UNS 10012b coincide en morfología con varias de ellas en ornamentación, denticulación, surcos, curvatura del eje, etc. y en la naturaleza de las rocas portadoras. Es muy probable que correspondan a los mismos *taxa*.

Durante la temporada de verano 1982/83, el equipo del Dr. J. Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" estudió una localidad del Cretáceo tardío (Los Alamitos, este de la provincia de Río Negro, Argentina). Se hallaron numerosos restos de dinosaurios, otros reptiles, anfibios y peces, además del primer registro de mamíferos cretácicos en Argentina. Entre los peces, hay espinas de Siluriformes, las cuales pueden ser asignadas a la familia Ariidae. Sin embargo, se diferencia de aquéllas presentes en la Formación Yacoraite por los siguientes rasgos: sección más circular (más espesa dorsoventralmente); los dentículos posteriores son más cortos y menos redondeados en planta; el borde anterior es liso u ornamentado con costillas anastomosadas que continúan en las caras dorsal y ventral. En cambio, en UNS 10012b, el borde anterior es, al menos en parte, mamelonar.

Las espinas de Los Alamitos son muy similares a la registrada en la Formación Coli Toro, en el arroyo Yaminhué, provincia de Río Negro, Argentina, también del Cretácico tardío (ver Cione y Lafitte, 1980).

## CORRELACION ENTRE LAS FORMACIONES EL MOLINO Y YACORAITE

La Formación Yacoraite es correlacionable con parte de la Formación El Molino de Bolivia (Salfity y Marquillas, 1981). Las dos unidades comparten diversos *taxa*. En el caso de los peces se registran en común: *Pucapristis branisi* (presente también en la Formación Purilactis), *Gasteroclupea branisai*, en presente registro de Siluriformes y quizá *Coelodus toncoensis* (Cione, 1977).

La presencia de Siluriformes de características morfológicas similares en ambas unidades sugiere otra confirmación a la correlación de la Formación Yacoraite con parte de la Formación El Molino. Sin embargo, es importante destacar que los restos de bagres descriptos no implican un elemento de juicio totalmente satisfactorio, dado que se desconoce su asignación taxonómica precisa y que aún conocida ésta, no hay aún datos que permitan acotar estratigráficamente a estos organismos. Situación análoga se da con otros *taxa* tales como *Pucapristis branisi*, presente también en la Formación Purilactis.

## CONSIDERACIONES SOBRE LA HISTORIA DE LOS OSTARIOPHYSI

Los Siluriformes constituyen uno de los grupos más importantes de peces de agua dulce. Se encuentran ubicados dentro del Superorden Ostariophysi, el cual domina en la actualidad en aguas templadas y tropicales. Se los ha registrado en el Cretácico Superior, principalmente en América del Sur, (Wenz, 1969; Cione y Lafitte, 1980; Gayet, 1982a, 1982c y de Muizon *et al.*, 1983.) y a través de otolitos en América del Norte (Frizzel y Koenig, 1973). Por otra parte, recientemente se ha identificado un Characoidei (Ostariophysi) o al menos un "pre-carácido" en el Cretácico marino de Portugal (Gayet, 1980, 1981) y en Israel (Gayet, 1982b). Durante el Cenozoico, los Siluriformes presentan un registro fósil más o menos contínuo a partir del Paleoceno. Es importante enfatizar que los registros Cratácicos y la

mayor parte de los paleocenos proceden de sedimentos de origen marino o mixto. Datos adicionales en Cione y Laffite (1980).

La biogeografía descriptiva (*sensu* Cain, 1944) ha sido elaborada a nivel mundial, con cierto grado de precisión. Sin embargo, las vinculaciones filogenéticas entre los Siluriformes no están claramente delimitadas (*c. f.* Lundberg y Baskin, 1969; Lundberg, 1975; Roberts, 1973; Gosline, 1971, 1975) a pesar de que Chardon (1967) intentó establecer con criterios no cadistas una filogenia del grupo.

Las teorías sobre el origen y relaciones del orden sustentadas por distintos autores, responden normalmente al sustrato teórico en el cual se hallan inscriptos. La interpretación de los datos "objetivos" (evidencias básicamente similares) permiten sostener en ocasiones, ideas radicalmente distintas (*cf.* Novacek y Marchall, 1976 y Briggs, 1979). Por otra parte, buscar un centro de origen implica asimismo reconocer la existencia de uno, lo cual no es compartido por todas las escuelas biogeográfico-históricas. A continuación se citan las ideas de algunos autores sobre el área de origen de los Ostariophysi: Africa-América del Sur indiferenciados: Myers, 1967; América del Sur: Chardon, 1967; Novacek y Marshall, 1976; Africa: Gery, 1969; Patterson, 1975; Sudeste Asiático (Región Oriental): Briggs, 1979; Trópico del Viejo Mundo: Darlington, 1957; Gondwana: Regan, 1922, Roberts, 1969; Mesogea Occidental: Gayet, 1981, 1982a, 1982d.

En lo que respecta a los Siluformes se han postulado las siguientes áreas de origen: Africa-América del Sur: Myers, 1967; América del Sur: Chardon, 1967; Novacek y Marshall, 1976; Sudeste asiático: Briggs, 1979; Africa: Gery, 1969.

Tres de las teorías biogeográficas y filogenéticas más recientes que han intentado reconstruir la historia de los ostariofisos son las desarrolladas por Novacek y Marhall (1976), Briggs (1979) y Gayet (1981, 1982a 1982d). Los primeros parten desde el punto de vista de la biogeografía filogenética (*Sensu* Wiley, 1981), mientras que Briggs lo hace con el enfoque de la biogeografía evolutiva.

Novacek y Marshall basaron sus consideraciones biogeografico históricas en tres premisas básicas: los datos más recientes sobre distribución estratigráfica y geográfca del grupo; la teoría de la tectónica de placas y una hipótesis filogenética que incluye conceptos de biogeografía filogenética de Henning y Brundin (*i.e.* la regla de progresión, etc.). Postulan que los ostariofisos se originaron en América del Sur en el Cretácico más temprano y allí se dividieron en 2 grupos hermanos, los Cypriniformes y los Siluriformes. Estos grupos se dispersaron a travės de América del Sur y del adyacente escudo oeste de Africa hacia el Cretácico medio. Después de la regresión del mar epicontinental del oeste africano y la separación del oeste de Africa y América del Sur en el Turoniano, los caracoideos y siluroideos se dispersaron a través del Africa. En América del Sur y Africa estos grupos sobrellevaron radiaciones adaptativas independientes.

Este trabajo complexivo exhibe algunos puntos objetables aun dentro de la biogeografía filogenética. Por ejemplo no incluyen algunas de las evidencias disponibles en el momento: los bagres cretácicos de Bolivia (Wenz 1969), la circunstancia de que la mayor parte de los bagres antiguos se ha registrado en depósitos marinos o mixtos, y que muchos Gonorhynchiformes sean marinos. No consideran (aunque lo mencionan previamente) que *Hepsetus* (caracoideo africano) es tomado por Roberts (1973) como el caracoideo más primitivo. Más tarde, Fink y Fink (1981) postularon que los Cypriniformes eran los ostariofisos otofisi más primitivos aunque en ese momento la idea más generalizada era que los caracoideos eran los ostariofisos otofisi más primitivos. Por otra parte, el grupo más primitivo de bagres se encuentra en América del Sur. De atenerse estrictamente a las premisas de la biogeografía filogenética el lugar de origen de los caracoideos (y consecuentemente de los ostariofisos) sería Africa y los Siluriformes se habrían originado en América del Sur. En realidad, cuando el grupo se diversificó, no existían las dos continentes como masas separadas. En consecuencia, el registro actual de Siluriformes y Characoidei más primitivo se constituye en un ámbito común en el Cretácico inferior, pudiendo existir eventualmente poblaciones contínuas en ambos continentes.

Por otra parte Patterson (1975) considera que Africa podría ser el lugar de origen de los ostariofisos, fundamentando sus argumentos en los *taxa* dulceacuícolas de chanoideos (suborden de Gonorhynchiformes muy cercano y plesiomorfo con respecto a los ostariofisos).
La inclusión de ese grupo es más adecuada que la exclusiva consideración de los ostariofisos *sensu stricto* para reconocer el área de diferenciación del grupo (es decir, tomaría a los Ostariophysi tal como lo hacen Rosen y Greenwood, 1970, incluyendo a los Anotophysi). Patterson realiza una discución y una teoría del desarrollo ontogenético y filogenético de interesante elaboración.

No hay evidencias que falseen una hipótesis que proponga que los Ostariophysi podrían haber estado distribuídos por todo el ámbito del megacontinente (o gran parte del mismo; no se habrían distribuído en Australia ni Madagascar, en el primer caso ver Cione y Lafitte, 1980). Madagascar parece haber tenido una historia faunística independiente por muchos años.

Novacek y Marshall postularon que los Siluriformes pasaron de Africa a Europa en el Cretácico más alto o en el Paleoceno inferior. Sin embargo, no explican la aparente contradicción del registro norteamericano del Cretácico superior (al cual obvian en la discusión) ni que Lundberg (1975) reconoce la presencia de ictalúridos en el Paleoceno superior de Estados Unidos; o sea que ya poseerían un cierto grado de endemismo, puesto que los Ictaluridae eran conocidos sólo en Norteamérica. Actualmente también se registran en América del Sur (de Muizon *et al.*, 1983).

El análisis de la historia de los ostariofisos, realizado por Briggs (1979) representa una renovación , en cierta forma solitaria de la biogeografía evolutiva en el ámbito de los teleósteos.

Briggs se basa en los axiomas básicos de tal enfoque (sostenido por importantes autores: Darlington, Mathews, Simpson, Mayr). Algunos de estos principios son: La existencia de centros de origen, los *taxa* más avanzados tienden a registrarse cerca del lugar de origen del taxón incluyente, los más primitivos tienden a ser desplazados del área de origen, el área de mayor diversidad específica es probablemente el centro de origen, los fósiles más antiguos están localizados, probablemente, cerca del centro de origen (Wiley, 1981).

Briggs sostiene que los prototipos conocidos evolucionaron a partir de Gonorhynchiformes en la Región Oriental durante el Jurásico superior. Poco después, los Siluriformes se habrían desarrollado y dispersado desde el mismo centro. Finalmente los Cyprinoidei se habían originado en el Cretácico.

Sin embargo, aún dentro de los presupuestos de la biogeografía evolutiva, la interesante tesis que sustenta presenta algunas incongruencias. *Hepsetus*, que es aceptado como el género de Characoide más primitivo (aunque no por todos los autores, ver Fink y Fink, 1981) se encuentra en Africa y no en América del Sur, o en Norteamérica (donde podría no haber llegado por razones climáticas). Por otra parte, los Characoidei grupo que reconoce como el más primitivo) están más diversificados en América del Sur. Asimismo, en el momento en que Briggs realizó su trabajo, los ostariofisos más antiguos conocidos se registraban en ese continente.

Los Cyprinoidei más avanzados se encuentran en la Región Oriental, pero asimismo hay primitivos en la misma área.

Los bagres más avanzados y diversificados se encuentran en la Región Neotropical (Lundberg y Baskin, 1969).

Por otra parte, supone que el grupo no estaba ampliamente distribuído por el Gondwana puesto que no hay ostariofisos endémicos en Australia y Madagascar..Sin embargo es probable que no hayan alcanzado Australia por razones climáticas (ver Cione y Laffite, 1980), mientras que Madagascar presenta rasgos faunísticos muy particulares.

Briggs plantea los cambios ambientales del Cuaternario en la Región Oriental como importantes factores de especialización cuando en realidad tienen escasa relevancia para explicar la filogenia globla del grupo.

Parecería que las inconsistencias en que caen tanto Novecek y Marshall como Briggs están fundamentadas en el ajuste demasiado estrecho a los principios axiomáticos de la biogeografía henninguiana o de la biogrografía evolutiva.

Gran parte de las proposiciones y teorías que han postulado estos autores parte de la premisa de la distribución de los ostariofisos a través de medio continental. Sin embargo, los estudios realizados por Gayet, (1981, 1982a, 1982b) permiten revitalizar la idea de que el medio marino pudo ser vía de dispersión del grupo.

Gayet ha postulado una suscinta teoría de origen y dispersión: a partir de un "stock ancestral pre-carácido", habitante de medio marino en la Mesogea occidental, formas de tendencia eurihalina se introdujeron en América del Sur (Maestrichtiano), en Africa (Paleoceno) y en Europa (Paleoceno). En Europa se habrán extinguido por causas climáticas. Señalaba, asimismo, que el desarrollo en América del Sur debió haber sido rápido, puesto que ya estaban diferenciados genéticamente en el Maestrichtiano de Bolivia y que la familia que habría originado al resto de los Characoidei (o Characiformes) serían los Characidae.

Este enfoque no permite soslayar un defecto clásico del método paleontológico: la insuficiencia de evidencia fácticas. Sin embargo, resalta la coherencia del registro cenomaniano de formas intermedias entre Gonorhynchiformes y Ostariofisos (Portugal e Israel) con el hallazgo de Characidae y Siluriformes en el Cretácico superior de América del Sur. El eventual hallazgo de formas intermedias en otras áreas (por ej. en América del Sur) en sedimentos anteriores al Maestrichtiano podría falsear la hipótesis respecto al origen mesogeico del grupo, o al menos proponer una hipótesis alternativa viable.

Por otra parte, el registro de formas intermedias entre Gonorhynchiformes y Characoidei, por un lado, y Gonorhynchiformes y Cyprinoidei por otro, exige reconsiderar en detalle la evaluación de los estados de carácter diagnósticos de los distintos grupos de Ostariophysi. Asimismo, el registro de Cyprinidae en el Cretácico superior de Bolivia (Gayet, 1982c) plantea más interrogantes ya que se ha considerado por mucho tiempo que los Cyprinoidei no habrían penetrado en América del Sur.

Los nuevos registros fósiles, debidos a la fecun-

CUADRO 1.– Ictiofauna de la Formación El Molino.

| | Toro Toro | Chaunaca | Agua Clara | Tolapampa | Lagunillas | Cayara | Leñas | Sevaruyo | H. Cord. | V.Viscarra | Tiupampa |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Pucabatis hoffstetteri* | 1 | | | | | | | | | | |
| *Gasterochupea bramisai* | | | 2 | | | 2 | | 2 | | | |
| *Coelodus tomcoemsis* | 19 | | 19 | | | 4 | | | 19 | | |
| *Pucapristis branisi* | 2-3 | 2 | | | | | | | | | |
| *Schizorhiza* sp. | | | 2 | 2 | 2 | | 2 | | | | |
| *Dasyatis like* | 2-3 | | | | | | | | | | |
| *Rombodus like* | 2-3 | | | | | | | | | | |
| *Squatirrina* | 2 | | | | | | | | | | |
| Rajidac | 2 | | | | | | | | | | |
| *Dasyatis molinoensis* | 1 | | | | | | | | | | |
| *Dasyatis schaefferi* | 1 | | | | | | | | | 19 | 19 |
| *Ischirhiza hartenbergeri* | 1 | | | | | | | | | | |
| *Silur-indet.* | | | 4 | | 4 | 4 | | 4 | | | |
| *Lepidotes* | 19 | | 19 | | | | | | 5-19 | | |
| *cf. Lepisosteus* | 19 | | 19 | | | | | | 19 | | |
| *cf. Rhineastes* | 19 | | 19 | | | | | | 19 | 19 | 19 |
| Ictaluridae | | | | | | | | | | | 19 |
| *nov. gen.* | 19 | | | | | | | | | | |
| *cf. Miletes* | 19 | | | | | | | | | 19 | 19 |
| *cf. Percichthys* | 19 | | | | | | | | | | 19 |
| *cf. Rhodsia* | | | 19 | | | | | | 19 | | 19 |
| *Dasyatis branisai* | 1 | | | | | | | | | | |
| *Atractosteus cf. africanus* | | | | | | | | | | | 19 |
| *Echodus oliveiras* | | | | | | | | | | | 19 |
| *cf. Phareodus* | | | | | | | | | | | 19 |
| *cf. Elhilodon* | | | | | | | | | | | 19 |
| *cf. Hoplias* | | | | | | | | | | | 19 |

CUADRO 2.– Ictiofauna de la Formación Yacoraite

| | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M | N | O | P | Q |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Peces completos indet. | | | | | 6-18 | | | | | | | | | | | | |
| *Gasteroclupea branisai* | 2-8-9 | 10-9<br>2 | 11 | | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 2-12 | 2-13<br>14 | | | | | | |
| *Coelodus toncoensis* | | | | 18 | | | 18 | | | | 2 | | 18 | 2 | | | 16 |
| *Silur. indet.* | | | | 18 | | | | | | | 18 | | 18 | | | | |
| *Pucapristis branisi* | | | | | | | | | | | | | | | 2-17 | | |

Referencias

1– Cappetta (1975)
2– Benedetto y Sánchez (1971)
3– Schaeffer (1963)
4– Wenz (1969)
5– Gayet (com. pers.)
6– Brachenbuch (1882)
7– Lencinas y Salfity (1973)
8– Scocco (1947)
9– Russo (1948)
10– Orruma (1947)
11– Fernandez *et al* (1973)
12– Leanza (1969)
13– Raskowsky (1968)
14– Reyes (1912)
15– Benedetto y Sánchez (1972)
16– Cione (1977)
17– Powel (1979)
18– Este trabajo
19– De Muizon *et al.* (1983)

A– Tres Cruces
B– Barro Negro
C– Mal Paso
D– Maimará
E– Sa. de Sta Bárbara
F– Est. Muñano
G– Corralito
H– Cuesta del Obispo
I– Río Chuñapampa
J– La Puerta
K– El Tonco
L– Alemania
M– R. de la Frontera
N– Río de los Platos
O– Aguas Calientes
P– Esquina Blanca
Q– Maíz Gordo

da labor de M. Gayet, plantean alternativas que ciertamente no fueron consideradas por los autores que elaboraron teorías biogeográfico-históricas sobre el grupo.

La biogeografía de la vicariancia, un tercer enfoque histórico, se ha desarrollado en los últimos años. El perfeccionamiento de su metodología fue elaborado a partir de los trabajos de Croizat *et al*. (1974) y Rosen (1978, 1979).

Este enfoque, tal como se practica hoy, es un método que comienza preguntándose sobre los patrones comunes de distribución entre grupos, antes de cuestionar los factores causales que afectan la distribución de cualesquiera de ellos.

Wiley (1981), ha resumido los principales pasos del método. El punto cuarto sería el establecimiento de las relaciones de los organismos que habitan zonas de endemismo previamente determinadas. Obviamente, para responder a éstas cuestiones es i,prescindible formular hipóteis filogenéticas.

En lo que respecta al grupo es totalmente actual la afirmación efectuada por Patterson (1975): "Within the Characoidei, Cyprinoidei and Siluriformes phyletic relationships are too poorly understood to erect sound hypothesis about the place of origin of each group." (ver asimismo Roberts, 1973).

Hasta el momento no se ha postulado una teoría global sobre la historia del grupo basado en esquemas cladísticos de relaciones. La nueva interpretación de las interrelaciones de los Ostariophysi realizada por Fink y Fink, 1981, permite reconocer que la extensión de la simpatría conjuntamente con la distribución del grupo, sugieren que el origen es antiguo. Sin embargo, reconocen que deben realizarse análisis filogenéticos adicionales dentro de cada linaje para interpretar los patrones de distribución de los ostariofisos.

En consecuencia, al no cumplirse uno de los pasos indispensables para el desarrollo de la técnica, no es posible, por el momento, establecer la historia biogeográfica del grupo dentro del contexto de la teoría de la vicariancia.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo desean expresar su agradecimiento a: Dra. M. Azpelicueta, Dra. M. Gayet y Dr. R. Menni por la lectura del manuscrito y valiosas críticas. Dr. J. P. Lehman, director del Museo Nacional de Historia Natural de París, recientemente fallecido y Dra. S. Wenz por su colaboración en la revisión del material de esa Institución. Dr. M. Hünicken de la Facultad de Cs. Exactas, Física y Naturales, U.N. Córdoba, y Dra. S. Malanca de la Facultad de Ciencias Naturales de Salta por haber facilitado material para su estudio. Sr. L. Ferreyra por el material fotográfico Sr. José Laza por asistencia en el campo. Sr. O. Molina por preparación de parte del material. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por los subsidios 9325/80 y 9325/81.

## BIBLIOGRAFIA

Alonso, R. 1980. Icnitas de dinosaurios (Ornithopoda, Hadrosaurdae), en el Cretácico superior del norte argentino. –*Acta Geol. Lill.*, 15 (2): 55-63. Tucumán.

Arias, J., 1975. Geología del área del arroyo Las Bateas, Sierra de La Candelaria, departamento de Rosario de la Frontera, provincia de Salta. *Dpto. de Cs. Naturales. UNSa.* Seminario I. Inédito.

Benedetto, J. y T. Sánchez, 1971. El hallazgo de peces Pyonodontiformes (Holostei) en la Formación Yaco raite (Cretácico superior) de la provincia de Salta (Argentina) y su importancia paleoecológica. *Acta Geol. Lill.* 11 (8): 153-175.

Benedetto, J. y T. Sánchez, 1972. *Coelodus toncoensis* nov. sp. (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico superior) de la provincia de Salta. *Ameghiniana*, 9 (1): 59-71.

Brackebush, L. 1882. Estudio sobre la formación petrolífera de Jujúy. *Boletín Acad. Nac. Cs. Córdoba*, V (2): 137-184.

Briggs, J. C., 1979. Ostariophysan zoogoegraphy: an alternative hypothesis. *Copeia* 1979 (1): 111-118

Cain, S.A., 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Row. New York.

Cappetta, H., 1975. Sur quelques Sélaciens nouveaux du Crétacé supérierur de Bolivie (Amérique du Sud). *Géobios* (1): 5-24.

Casier, E., 1960. Note sur la collection des poissons paléocènes et éocènes de l'Enclave de Cabinda (Congo). *Ann. Mus. Congo Belge*. Tervuren A., Série III, I, (2): 1-48., pl. 1-2.

Castaños, A., Pinedo, R. y J. Salfitty. 1975. Nuevas consideraciones sobre la Formación Yacoraite del Cretácico superior del Norte argentino. *Anales IV Conr. Nac. de Geol. In: Rev. Tec. Yac. Petrol. Fisc. Bolivianos*. 4 (3): 31-59. La Paz.

Cione, A. L., 1977 Algunas consideraciones sobre Pycnodontiformes (Pisces, Holostei) procedentes de la Formación Yacoraite, Cretácico tardío de la Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 14 (1-4): 315-316.

Cione, A. y G. Lafitte, 1980. El primer Siluriforme (Osteichthyes, Ostariophysi) del Cretácico de Patagonia. Consideraciones sobre el área de diferenciación de los Siluriformes. Aspectos biogeográficos. *Actas II Cong. Arg. de Paleont. y Bioestr. y I Cong.* Latinoamer. de Paleont. 2 (1980): 35-46. Buenos Aires, 1978.

Croizat, L.; G. Nelson y D. Rosen, 1974. Centers of origin and related concepts. *Sist. Zool.* 23 2[illegible]-287.

Chardon, M., 1967. Réflexions sur la dispersion des Ostariophysi a la lumière des recherches morphologiques nouvelles. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique* 97 (3): 175-186.

Darlington, P., 1957. *Zoogeography. The geographical distribution of animals*, Wiley Ed. New York.

De Muizon, C., Gayet, M. Lavenu, A., Sige, B. y Marshall, L., 1983. Vertebrate fauna from Late Cretaceous El Molino Formations Bolivia. En Prensa.

Dolgopol de Sáez, M., 1941. Noticias sobre los Peces fósiles argentinos. Siluroideos terciarios del Chubut. *Notas Nus. La Plata* 6: 451-457.

Fernández, J., Bondesio, P. y Pascual, R., 1973. Restos de *Lepidositen paradoxa* (Osteichtiyes, Dipnoi) de la Formación Lumbrera (Eógeno, Eoceno?) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleontológicas y paleozogeográficas. *Ameghiniana* 10 (2):152-172.

Fink, S. V. y W. L. Fink, 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) *Zoological Journal of the Linnean Soc.* 72: 297–353.

Frizzel, D. y J. Koenig, 1973. Upper Cretaceous ostrariophysine (*Vorhisia*) redescribed from unique asociation of utricular and asteriscus. *Copeia* 1973: 692-692-698.

Gayet, M., 1980. Hypothèse sur l'origine des Ostariophysaires. *C. R. Acad. Sc. París.* t. 290, *Sér.* D: 1197-1199.

— 1981. Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal). *Bull. Mus. nat. Hist. natur., París.* 4e Sér., 3 sect. C (4): 311-315.

— 1982a. Découverte dans le Crétacé supérieur de Bolivie des plus anciens Characiformes connus. *C. R. Acad. Sc. París.* 294, Sér. II: 1037-1040.

— 1982b Cypriniforme ou Gonorhynchiforme? *Ramallichthys*, nouveau genre du Cénomanien interieur de Ramañah (Monts de Jedée). *C. R. Acad. Sc. París.* 295, Sér. II: 405-407.

— 1982c. Cypriniformes crétacés en Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sc. París.* 295, Sér. II: 1037-1040.

— 1982d. Considerátions sur la phylogénie et la paléobiogéographie des Ostariophysaires. *Géobios*, mém. sp. 6, Lyon: 39-52.

Gery, L., 1969. The fresh-water fishes of South America, pp. 828-849. *In: Biogeography and Ecology in South America.* E. Fittkau, J. Illes, H. Klinge, H. Scioli (Eds.). W. Junk Publ., La Haya.

Gosline, W., 1971. Functional morphology and Classifications of Teleostean Fishes. *The Univ. Press of Hawaii* 9 (208) Honolulu

Gosline, W. 1975. The palatine-maxillary mechanism in the catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. *Occ. Paps. Calif. Sci.* 120.

Greenwood, P., Rosen, D., Weitzman, S. y Myers, G., 1966. Phyletic studies of teleostean fishes with provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 131 (4): 339-456.

Leanza, A.F., 1969. Sistema de Salta. Su edad, sus peces voladores, su asincronismo con el Horizonte Calcáreo Dolomítico y con las calizas de Tiraflores y la hibridez del Sistema Sub-andino. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 24 (4): 393-407.

Lencinas, A. y Salfity, J. 1973. Algunas características de la Formación Yacoraite en el oeste de la cuenca andina, provincia de Salta y Jujuy, Argentina. *Actas V Congr. Geol. Argentina* 3 253-267. Buenos Aires.

Leriche, M., 1902. Les poissons paléocènes de la Belgique. *Mém. Mus. Hist. Belgique* 2: 1-48.

Lundberg, J., 1975. The fossil catfishes of North America. *Papers on Paleont.* 11, Mus. of Paleont., C. Hibbard Memorial 2: 1-51.

Lundberg, J. y Baskin, J., 1969. The caudal skeleton of the Catfishes, Order Siluriformes. *Am. Mus. Nov. 2398: 1-49*

Myers, G., 1967. Zoogeographycal evidence of the age of the South Athlantic ocean. *In: Studies in tropical oceanography*, Miami, 5: 614-621.

Novacek, M. Marshall, L., 1976. Early biogeographyc history of Ostariophysan fishes. *Copeia* 1: 1-12.

Orruma, J., 1947. Observaciones geológicas en la zona jujeña de Barro Negro, cerca de Tres Cruces, Departamento de Cochinoca y Humahuaca, Prov. de Jujuy. Tesis doctoral, *Univ. Nac. de Córdoba.*

Patterson, C. 1967. Teleostei, *In*: Harland, W. B. (Ed.) *The fossil record*, Geol. Soc. London: 654-666.

— 1975. The distribution of Mesozoic freswater fishes. *Mém. Mus. nat. d'Hist. nat. París.* 88: 156-173.

Powell, J., 1979. Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico superior de la región de La Candelaria, provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* XVI (1-2): 191-204.

Raskowsky, M. 1968. Relevamiento geológico del sector sur del yacimiento "Los Berthos". *Seminario II, Fac. Cienc. Nat. de Salta.*

Regan. C., 1922. Distribution of the fishes of the order Ostariophysi. *Bijdragen Dierkunde* 22: 203-207.

Reyes, F.C., 1972. Correlaciones en el Cretácico de la cuenca Andina de Bolivia, Perú y Chile. *Rev. Técn. YPFB*, La Paz, 1 (2-3-): 101-144.

Roberts, T. 1969. Osteology and relationships of characoid fishes particularly the genera *Hepsetus, Salminus, Hoplias, Ctenolucius* and *Acestrorhynchus. Proc.* 36: 391-500.

— 1973, Interrelationships of ostariophysans. *In*: Greenwood, P. *et al.* (ed.) *Interrelationships of fishes*, Londres, Academic Press, :373-395.

Rosen, D., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biostratigraphy. *Syst. Zool.* 27:159-188

— 1979. Fishes fron the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 172 (5): 267-376.

Rosen, D. y Greenwood, P., 1970. Origin of the Weberian Apparatus and the relationships of the Ostariophysan and Gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Nov.* 2428.

Russo, A., 1948. Levantamiento geológico en la cuenca del Río Calchaquí (Dpto. Molinos) Prov. de Salta. *YPF, Buenos Aires.* Informe inédito.

Salfity, J. y R. Marquillas, 1981. Las unidades estratigraficas del cretacicas del norte de Argentina. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico. *In Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de Am-erica del Sur* 1: 303-317 . Buenos Aires.

Schaeffer, B., 1963. Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on Pristid evolution. *Am. Ilus. Nov.*, 2159: 1-20.

Scocco, R., 1948. Estudio Geológico de la zona jujeña del Cerro Colorado de Tres Cruces. *Tesis Doctoral* U.N. Córdoba.

Wenz, S., 1969. Note sur quelches Poissons Actinoptérigiens du Crétacè supérieur de Bolivie. *Bull. Soc. Geol. France.* 11 (7): 434-438.

Wiley, E., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phulogenetic systematics.* J. Wiley and Sons: 1-439. New York.

Manuscrito recibido el 16 de enero de 1984.
Manuscrito revisado recibido el 6 de agosto de 1984.
Publicado el 24 de Junio de 1985